云 南 植 物 研 究 1993; 15 (4): 321—331
Acta Botanica Yunnanica

金粟兰科的起源、演化及其分布*

周 浙 昆
(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 本文利用形态解剖、孢粉学及化石资料，讨论了金粟兰科的系统；并对其起源、演化和现代分布格局形成等问题做了合理推测，主要结果如下：(1) *Sarcandra* 和 *Chloranthus* 的亲缘关系最接近，而 *Ascarina* 和 *Hedyosmum* 的系统位置最靠近。*Sarcandra* 是金粟兰科中最原始的属，而 *Hedyosmum* 则是最进化的属。(2) 金粟兰科可能于白垩纪最早期起源于木质部无导管的、具简单两性虫媒花的祖先，从这个祖先分化出虫媒两性花的 *Sarcandra* 和 *Chloranthus* 和风媒单性花 *Ascarina* 和 *Hedyosmum*。(3) 印度支那植物区和马来西亚植物区包含了金粟兰科的全部属和大部分原始种类，是金粟兰科的现代分布中心；也可能是其起源地。(4) 金粟兰科起源较早容易扩散到各个大陆，随大陆解体而被带到各大洲。并随古气候、古地理的演变而发展或衰退、消亡而形成今天的分布格局。

关键词 金粟兰科; 起源; 演化; 分布

ORIGIN, SYSTEMATICS AND DISTRIBUTION OF CHLORANTHACEAE

ZHOU Zhe-Kun
(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica,* Kunming 650204)

Abstract The origin systematics, fossil history and modern distribution of Chloranthaceae are discussed based on leaf architecture, wood anatomy, morphology and floral anatomy, palynology, fossil records and modern distribution pattern. *Sarcandra* and *Chloranthus*, both with bisexual and entomophilous flowers, have the closest phylogenetic relationship. *Ascarina* is most closely related to *Hedyosmum* both being unisexual and anemophilous. *Sarcandra* would be the most primitive genus in extant four genera of Chloranthaceae, on the contrast, *Hedyosmum* is the most advanced one. All proofs indicate that Chloranthaceae originate from the vesselless xylem and bisexual and entomophilous flower ancestor from which two groups derived. One is *Sarcandra* and *Chloranthus* and another *Ascarina* and *Hedyosmum*.The earliest fossil record of Chloranthaceae is from the Barremian of the Lower Cretaceous. Four extant genera of Chloranthaceae had occurred in the Aptin. This could indicate that Chloranthaceae originate before the Barremian. Extant Chloranthaceae mainly distributes in the regions of Caribbean, Venezuela and Surinam, Eastern Asian, Indo-chinese and Malesian. The regions richest in number of species of Chloranthaceae are Caribbean and Venezuela and Surinam including one genus

* 国家自然科学基金资助项目
1992-02-22 收稿, 1992-05-25 修回

and 40 species. Indo–chinese and Malesian regions however are most abundant in genera and the number of species only next to Caribbean and Venezuela and Surinam including four genera and sixteen species. In addition, there are the richest primitive species in these regions. *Sarcandra*, most primitive genus, distributes in these regions only. The Indo–chinese and Malesian regions, therefore are considered as the main distribution center and the center of the origin of Chloranthaceae. Caribbean and Venezuela and Surinam are Secondary distribution center. As the one of the oldest angiosperms, Chloranthaceae occurred in at least very early beginning of the Cretaceous. At that time, Laurasia was still a complete continent and Gonduana just started to break. Plants of Chloranthaceae disperse easily to other continent from their original place. With the plate movement, they were moved to different continent. Then they developed or reduced on different continent with the changes of the Paleoclimate and paleogeography and formed the present distribution pattern.

Key words Chloranthaceae; Origin; Systematics; Distribution

金粟兰科是一个仅包含 *Sarcandra, Chloranthus, Ascarina*(包括 *Ascarinopsis*)和 *Hedyosmum* 4 属 70 种左右的小科。然而，这个科对于理解被子植物的起源、演化和扩散却有着特殊的意义。目前所知的最早的被子植物的叶化石[1]、花化石[2,3]和花粉化石[4]都被定为金粟兰科植物或者被认为和金粟兰科有最近的亲缘关系(表 2)。在现代被子植物的演化中，金粟兰科也有着独特的位置。它归属何目是一个长期争论的问题，存在着 5 种不同的意见[4—9]。金粟兰科的木质部显示了非常原始的特征，使金粟兰科被认为是最原始的被子植物之一。金粟兰科的花结构显示了从两性到单性，虫媒到风媒的过渡。金粟兰科的其它一些花结构还反映了该科是联系木兰目和金缕梅目的纽带[10,11]，同时还被认为是处在单双子叶植物分离的关键位置上[10]。在分布上金粟科的 *Sarcandra* 和 *Ascarina* 主要集中于热带亚洲；*Chloranthus* 分布于东亚热带到温带；而 *Hedyosmum* 间断分布于热带美洲与印度尼西亚至海南岛。因此，研究金粟兰科的系统与演化，解释其分布格局的形成，是饶有兴趣的植物系统学和植物地理学的课题。它不仅能揭示被子植物起源、演化和扩散的规律，而且对阐明中国植物区系的发生和发展也有一定的意义。本文试图通过对金粟兰科的系统发育、地史分布和现代分布的讨论，达到揭示金粟兰科起源、演化及其现代分布格局形成规律的目的。

一、金粟兰科的系统演化

1. 叶结构分析

金粟兰科的叶结构(leaf architecture)分析表明 *Sarcandra* 的叶级为Ⅱ级，是全科中最低的叶等级。也就是说 *Sarcandra* 有最原始的叶结构特征[12]。它的二级脉间距宽，排列不规则，网眼发育不全，三级脉和四级脉可区分度小。与 *Sarcandra* 相反，*Hedysmum* 有着该科最高的叶等级，它的二级脉排列规则，三级脉和四级脉可区分度明显，网眼形态规则发育完善，是较进化的叶结构特征[13]。*Chloranthus* 的叶结构特征与 *Sarcandra* 最接近；而 *Ascarina* 的叶结构则相似于 *Hedysmum*。

2. 木材解剖

Cronquist[14]在讨论木材解剖性状在被子植物演化中的意义时指出：原始被子植物的导管细而长，多数具缘纹孔；而导管缩短变宽和星散的圆形纹孔是进化现象，同时缺乏导管被普遍认为是原始性状。据此可以认为 *Sarcandra* 在金粟兰科中有最原始的木质部特征。它的茎的木质部缺乏导管，根的次生木质部有非常原始的导管[15]。茎中木质部管胞细长，其长度是其它属的 3 倍；次生木质部在生长的早期具梯

度纹纹孔（以后逐步变为环状纹孔）。*Chloranthus* 的初生和次生木质部的结构特征都非常相似于 *Sarcandra*，它有本科中最长的导管。*Ascarina* 和 *Hedysomum* 的木质部特征则比较进化，它们的导管都相对较短而粗，具有较进化的侧生纹孔对[16]。从木材解剖的证据看：*Sarcandra* 最原始，*Chloranthus* 次之，*Ascarina* 和 *Hedyosmum* 又次之。

3. 繁殖器官

金粟兰科的花构造在揭示类群的演化关系时起着异乎寻常的作用。在这个科中花表现了从两性到单性，从虫媒到风媒的过渡。*Sarcandra* 和 *Chloranthus* 的花为两性，排成穗状花序，无花被。*Sarcandra* 仅有 1 枚苞片，1 枚雄蕊，无花柱，柱头近头状（图 1：a），下垂直生胚珠。*Chloranthus* 通常有 3 枚雄蕊或 3 瓣裂的雄蕊，4 药室，下垂直生胚珠。Endress[11] 的研究表明：*Chloranthus* 的 3 枚雄蕊是由 *Sarcandra* 的具两药室的单枚雄蕊，分裂成 3 枚雄蕊，每枚雄蕊具 2 个侧生药室，后侧生药室或中央药室减化而形成了 3 枚雄蕊 4 药室（图 1）。这种假说得到了化石证据的支持。Friis 和 Crane 等人[2,17] 在白垩纪阿尔比期的地层中发现了上述假说中中间阶段的 3 枚正常发育雄蕊外侧基部溶合的花化石。野外及栽培的观察也进一步佐证了 Endress 的假说。王德群等[18] 观察 *Chloranthus henryi* 和 *C. serratus* 的花序发现：生长前期抽出的顶生花序中的花的雄蕊为 3 枚，而在生长后期抽出的腋生花序中的花的雄蕊仅为 1 枚。这并非雄蕊的退化，而是植物生长后期的一种异常现象。这种异常现象则往往是祖征的反映。这就肯定 *Chloranthus* 源于 *Sarcandra* 的推论。此外 *Sarcandra* 和 *Chloranthus* 的花部的蜜腺和粘着型的花粉（sticky pollen）都表明和虫媒传粉有密切关系[11]。

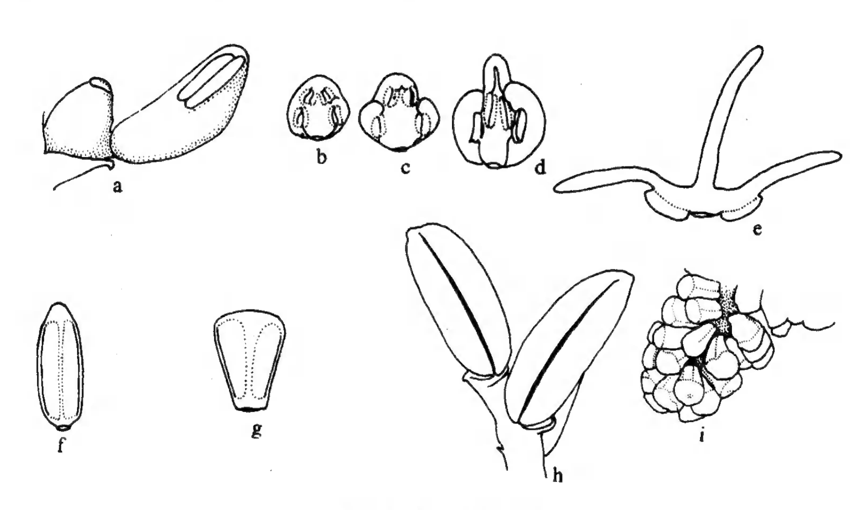


图 1 金粟兰科的花结构

Fig. 1 Floral structure of Chloranthaceae

a. *Sarcandra*, b—e. *Chloranthus*, f—h. *Ascarina*, i. *Hedyosmum*

（部分参照 Endress[11] 图版，杨建昆绘）

Ascarina 和 *Hedyosmum* 的花为单性花。*Ascarina* 的雌雄花均为复穗状花序，每朵雄花具 1 枚雄蕊(图 1：f—h)，每朵雌花有 1 枚苞片，柱头膨大，上端有单细胞和多细胞的乳头状突起。雄花序疏松下垂，雄蕊药室面积增大(图 1)，花粉产量增多，花粉粒大而干燥，表现出明显的风媒特征[11]。*Hedyosmum* 的花结构在金粟兰科中最为特殊。它的雄花组成柔荑花序，每朵雄花仅由 1 枚雄蕊组成。雄花组成的柔荑花序相似于裸子植物的雄球果(图 1：e)。*Hedyosmum* 的柔荑花序的基部有一领状结构，以至于有的学者将 *Hedyosmum* 的雄花序看成 1 朵花，而不是 1 个花序；每朵雄花也就被看作 1 枚雄蕊，并据此认为

Hedyosmum 的花结构是最原始的[19]。但是这种观点和以下事实相矛盾。*Hedyosmum* 柔荑花序基部的领状结构不是花被而是营养叶。通常认为雄花密集，苞片退化，是一种适应风媒传粉的表现。在金粟兰科中，雄花的苞片在 *Ascarina* 中就已经退化。从逻辑上讲，对某个类群做比较形态学的研究，应该和这个类群最近的类群比较而不宜和这个类群相距甚远的类群去比较。也就是说 *Hedyosmum* 的花结构首先要和 *Ascarina* 而不是和裸子植物相比。因此 *Ascarina* 雄花苞片退化和 *Hedyosmum* 雄性繁殖器官下的领状结构是营养叶的事实足以表明 *Hedyosmum* 的雄性繁殖器官是花序而不是1朵单花的多枚雄蕊的聚合。这样 *Hedyosmum* 就有着本科中最简化的雄花。与雄花相反，*Hedyosmum* 的雌花是该科中最复杂的，它组成各式头状花序或圆锥花序，花被萼状，花被管3齿裂，柱头突起、膨大，具单细胞的乳突。*Hedyosmum* 的整个繁殖器官都显示了典型的风媒传粉构造[11]。

从以上讨论可以看出，在金粟兰科中雄花有逐步简化，雌花有逐步复杂的趋势。从虫媒到风媒，两性到单性是一致公认的演化趋势，并得到了化石和解剖学证据的支持。因而可以认为具两性、虫媒花的 *Sarcandra* 和 *Chloranthus*，较之单性、风媒花的 *Ascarina* 和 *Hedyosmum* 要原始。*Hedyosmum* 有本科最进化的繁殖构造。

4. 孢粉学证据

由于最早的被子植物花粉都被认为是和金粟兰科有直接的亲缘关系，金粟兰科的花粉被深入研究过[4,11]。本科的花粉一般为具网状纹饰的球形或近球形花粉，花粉孔从单槽到多孔都有。*Sarcandra* 为粗网状纹饰的球形花粉，早期的孢粉学家都认为 *Sarcandra* 的花粉是无孔的[4,20—22]。以后的深入研究发现，这个属的花粉用亮绿染色后能看到明显的多孔，在电镜下也能看到孔的区域[11]。*Chloranthus* 为具4—6(通常6)的拟沟或6孔的中等大小的球形花粉。从花粉壁的超微结构看，花粉壁具半覆盖层，外壁内层厚度小于平均厚度，覆盖整个花粉粒，柱状层存在。*Ascarina* 的花粉为单孔的，船形或球形花粉，柱状层发育完善，外壁内层仅存在于沟处，具穿孔到半覆层的内层。*Hedyosmum* 为5沟的球形花粉，具穿孔到半覆层的内层，柱状层发育完善，外壁内层仅存在于沟处。从花粉资料可以看出，金粟兰各属花粉特征有明显区别，但 *Chloranthus*，和 *Sarcandra* 的花粉较接近，萌发孔同为孔形，而 *Ascarina* 和 *Hedyosmum* 同为沟形。按照通常的原则，花粉有以下演化趋势[4]：单沟→三沟或单沟→多孔，或其它类型包括无孔类型；船形粉→球形粉；花粉粒大到中等→中等大小或特别大；无柱状层→具柱状层；无覆盖层→具覆盖层；覆盖层不穿孔→覆盖层穿孔。

根据以上原则可以认为金粟兰科花粉不具最原始的性状。在本科内 *Sarcandra* 和 *Ascarina* 代表的花粉类型较原始。

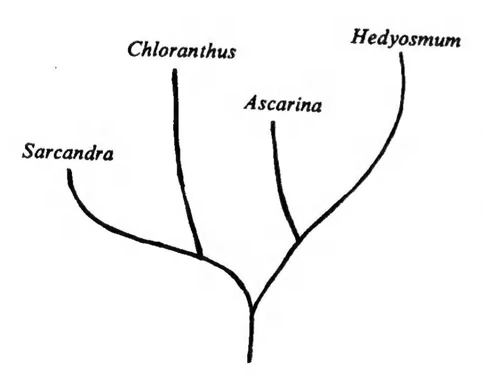


图2 金粟兰科的系统树

Fig. 2 Putative phylogenetic relationships of Chloranthaceae

5. 染色体资料

染色体基数在 *Sarcandra* 和 *Chloranthus* 为 n=15，*Ascarina* 为 n=14，*Hedyosmum* 为 n=8[11]。从染色体资料可以说明的是 *Sarcandra* 和 *Chloranthus* 的关系最接近。

综合以上各种资料，对金粟兰科各属间的系统关系可做以下推测：

金粟兰科各属有区别其它类群的共同特征是一个单系发生的类群；各属间又有明显的区别特征，现在确定的金粟兰科4属是4个近于自然的类群。*Sarcandra* 和 *Chloranthus* 有最近的亲缘关系，而 *Ascarina* 和 *Hedyosmum* 的系统位置最接近。*Sarcandra* 是现存金粟

兰科中最原始的属；而 *Hedyosmum* 则是金粟兰科中最进化的类型代表。*Ascarina* 也表现了某些原始性状。

金粟兰科可能起源于某一个木质部无导管的、具简单两性虫媒花的祖先。从这一祖先产生了最原始金粟兰科的类群，再从这个原始类群分化出两个类群，一个是两性花的虫媒类群，一个是单性花的风媒类群，它们的系统关系可见图 2。

二、金粟兰科的系统位置

金粟兰科在原始被子植物中的系统位置是一个长期争论的问题。表 1 所列的 6 种不同的处理意见，可分为 4 类：(1) 将 Chloranthaceae 归入 Piperales；(2) 归入 Annonales；(3) 归入 Laurales；(4)独立成目。金粟兰科植物缺乏一种樟目所特有的异鼠李亭(flavonoid isorhamnetin)的物质[23]，加之其叶结构特征与樟目相差太大，归入樟目的观点未能得到普遍承认和支持。Takhtajan[8] 修改了将金粟兰科归并入樟目的观点。归入 Annonales 的观点也失之于自然，因此鲜有支持者。而归于 Piperales 的观点则和以下事实相左：胡椒科和三白草科均具外胚乳，而金粟兰科无外胚乳[10]，此外，后者的木质部特化的程度大大低于前两者。金粟兰科叶结构特征与胡椒科和三白草科相比也有较大差异，前者叶缘具齿，叶基部为楔形，叶脉为羽状脉；而后两者，叶全缘，基部多为心形，叶脉多为掌状或三出脉。因此笔者倾向于支持 Takhtajan 将金粟兰科独立成目的观点。孢粉学的研究结果也支持这种观点[4]。

虽然目前最早的被子植物的叶、花、花粉化石均被归为金粟兰科，但并不能因此而认为金粟兰科是最原始的被子植物。最原始的被子植物花粉是表面光滑、远极单沟的船形花粉。而金粟兰科的花粉是网状结构的球形花粉，萌发孔也为较特化的多孔或多沟型。最原始的被子植物叶是互生的全缘叶，叶等级为一级[24]；而金粟兰科的叶是对生的，叶缘均具齿，最原始的叶等级是二级，大多数种类的叶等级为三级。从化石记录本身看和金粟兰科同期发现的花粉还有：Myristicaceae 和单子叶植物的花粉[4]。最近孙革、郭双兴在中国东北发现的凡兰期（Valanginian）—浩特里夫期（Hauterivian）的被子植物叶化石，早于金粟兰科的化石记录[25]，这就是金粟兰科并不是最早的被子植物的一个例证。从花粉演化的趋势看，金粟兰科属木兰亚纲中的一个较进化的科。它和金缕梅亚纲中的水青树科和昆栏树科最接近。这两科的木质部均无导管和 *Sarcandra* 相似；叶缘均具“金粟兰型齿”，花粉特征也相似金粟兰科[4]。所以，金粟兰科可能是联系木兰亚纲和金缕梅亚纲的纽带。金粟兰科的花结构代表了原始被子植物花结构的另一种类型。

三、金粟兰科的地史分布和现代分布

1. 最早的化石记录和起源时间

表 2 总结了目前所知的金粟兰科化石在各地史时期的分布。最早的可能属于金粟兰科的花化石发现于澳大利亚的阿普第阶(下白垩统)。最早的叶化石可能归属于 *Sarcandra*，发现于美国波多马克群，时代属阿普特期，最早的花粉化石见于同一地区的巴列姆期（早白垩纪），与现存的 *Ascarina* 最相近，这也是最早金粟兰科的化石记录，到了晚白垩纪早期金粟兰科现存 4 属都已经有了代表，说明金粟兰科在此时已经有了很大程度的分化（当然需要说明的是：化石属并不完全等于现代属，只是表明和现代属有最近的亲缘关系）。从化石记录看金粟兰科起源的时间不晚于巴列姆期，很有可能起源于白垩纪最早期。目前掌握的化石资料无助于推测金粟兰科的起源地。但是化石资料表明金粟兰科在白垩纪早期广泛分布于世界热带地区（图 3，表 2）。

表 1 对金粟兰科的几种不同的处理意见

Table 1 Several Different Taxonomic of Chloranthaceae

	Hutchinson 1959	Cronquist 1981	Thorne 1983	Takhtajian 1969	Takhtajan 1987	Walker & Walker 1984
Class or Superorder	Dicotyledones	Magnoliidae	Dicotyledones Annonanae	Magnoliidae Magnolianae	Magnoliidae Magnolianae	Magnoliidae Chloranthanae
Order	Piperales	Piperales	Annonales	Laurales	Chloranthales	Chlorantha-les
Family	Chlorantha-ceae Saururaceae Piperaceae	Chlorantha-ceae Saururaceae Piperaceae	Chllorantha-ceae et al	Austrobaileyaceae Amborellaceae Trimeniaceae Monimiaceae Gomortegaceae Hernandiaceae Chloranthaceae Lactoridaceae Calycanthaceae Lauraceae Cyrocarpaceae	Chlorantha-ceae	Chlorantha-ceae

表 2 一些重要的与金粟兰科相近似的化石记录

Table 2 Some Important relative Fossil of Chloranthaceae

Fossiil taxon	Form	Ceological age	closest modern taxon	Locality	Reference
1. Leaf type	leaves with cuticule	Aptian	Sarcandra	Potomac, USA	〔1〕
2. Chloranthoid androecium	flowers	Albian–Upper Santonian	Chloranthaceae	Potomac, USA	〔2〕
				Southern, Sweden	〔2〕
3. Unnamed fossils (Marisileales?)	leaves, female inflorescences	Aptian	?Chloranthaceae	Victoria, Australia	〔3〕
4. Clavatipollenites hughesii	pollen	Late Barrenian–early Aptian	Ascarina	Potomac, USA	〔4〕
		Barrenian		England	〔4〕
5.Asteropollis asteroides	pollen	Barrenian–Aptian	Hedyosmum	Potomac, USA	〔4〕
		Albian		Oklahoma,USA	〔4〕
6. Stephanocolpites fredericksburgensis	pollen	Barrenian–early Aptian	Chloranthus	Potomac,USA	〔4〕
		Albian		Oklahoma,USA	〔4〕
7. Chloranthistemon endresii	Pollen	Late Santo–nian	Chloranthaceae	Scania, Sweden	〔17〕

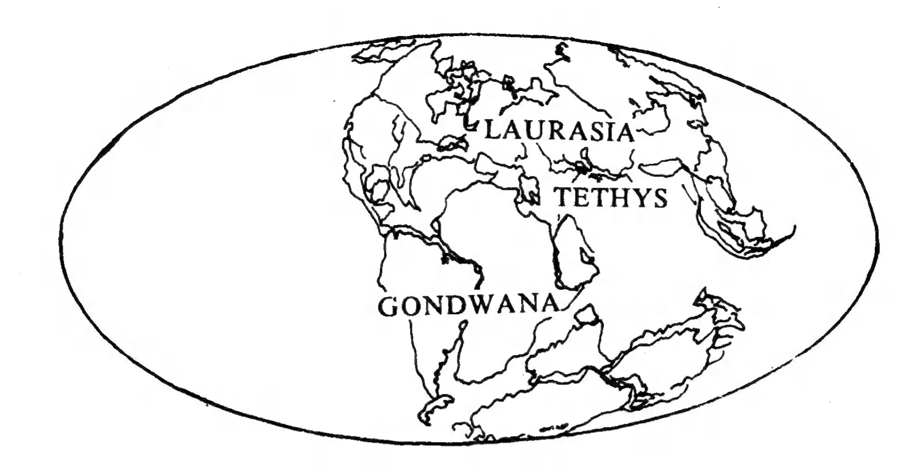


图 3 巴列姆期的古地理

Fig. 3 Palaeogeography in the Barremian(Early Cretaceous)

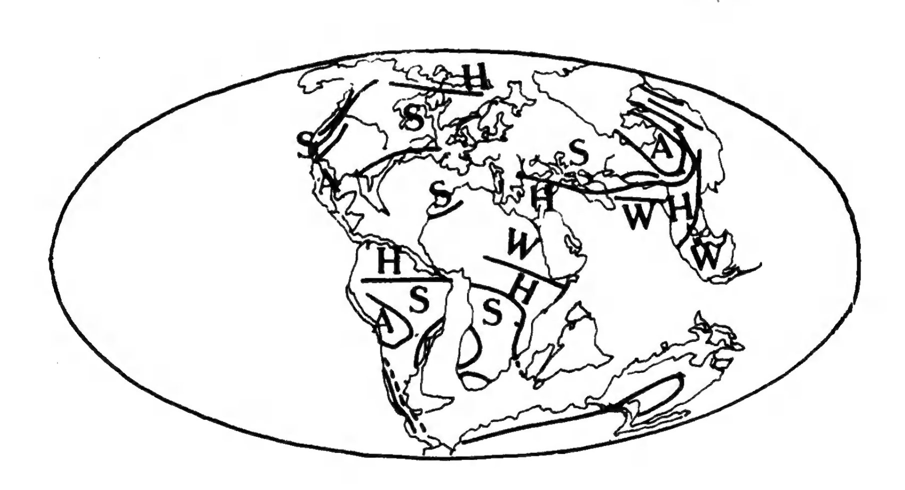


图 4 森诺曼期的古地理及古气候

Fig. 4 Palaeogeography and Palaeoclimate in the Cenomanian

A: Arid, S:steppe, taiga, or Mediterranean climate; H: humid, humid subtropical or oceanio climate; W: Wet, tropical rainforest, monsoonal.

2. 金粟兰科起源和早期演化时的地史背景

地史背景及其古地理、古环境的证据，是解释现代分布格局的重要线索。从以上对金粟兰科起源时间的推论可以得知白垩纪早期是金粟兰科起源和演化的重要时期，此时的古地理和古气候对现代金粟兰科的分布格局有重要影响。在早白垩纪早期，联合古陆已经解体为劳亚古陆和冈瓦纳古陆。南大西洋和印度洋开始形成，印度半岛也开始脱离非洲大陆，而非洲大陆和南美还紧密相连，澳大利亚等岛屿通过南极和南美相连[26]。图 3 表现了当时的古地理。古气候的资料表明：在阿普特到阿尔比期劳亚古陆南部为湿润气候。在森诺曼期，非洲西北部为干旱区，欧亚大陆中部为干旱区，东南部为热带雨林气候或

亚热带海洋性气候。北美西部边缘为湿润气候，中美和南美北部为湿润气候，南美北部的这个湿润气候区一直贯穿非洲大陆达印度。南美和非洲南部则是沙漠或干旱气候，仅最南部沿海为湿润气候，南极和澳大利亚北部为海洋性亚热带气候[26]（图4)。这种古地理和古环境背景决定了劳亚古陆的南部为一个统一的植物区，没有阻碍植物传播的地理障碍和气候障碍。北美和南美之间通过中美的岛屿区系的交流也是有可能的。南美中部和南部的干旱气候是阻碍植物扩散因素。而南美和非洲之间的区系交流在阿尔比期就被分开的南大洋所隔离。

3. 金粟兰科的现代分布

金粟兰科计4属70种，广泛分布于热带亚洲和热带美洲。*Sarcandra* 仅3种，*S. glabra* 分布的西界于云南东南部，南界在越南北部，向北不过长江，东北可达日本和朝鲜。*S. hainanensis* 东界位于广东南部，东北界位于云南东南部并与 *S. glabra* 的西界吻合。向北 *S. hainanensis* 到云南南部和西南部，西达印度东北部，向南通过整个马来西亚直到新几内亚。*S. chloranthoides* 分布于斯里兰卡和印度中部（图4)，整个属属于热带亚洲分布[27]。

Chloranthus 共15种，中国产13种。该属分布最北的种是 *C. japonicus*，可达中国东北、朝鲜和日本一带。*Chloranthus* 分布的南界是在马来西亚和印度尼西亚，向西分布可达印度。然而，就其种类而言，*Chloranthus* 全属的15个种，有13个在东亚植物区有分布，因而金粟兰属的分布中心就在这个植物区内。由于 *Chloranthus* 的近缘属 *Sarcandra* 属于典型热带亚洲分布，而且 *Chloranthus* 仅有少数种类分布到中南半岛和马来西亚地区，其它热带地区并无 *Chloranthus* 的分布。据此可以认为 *Chloranthus* 的分布区类型应属东亚分布类型。

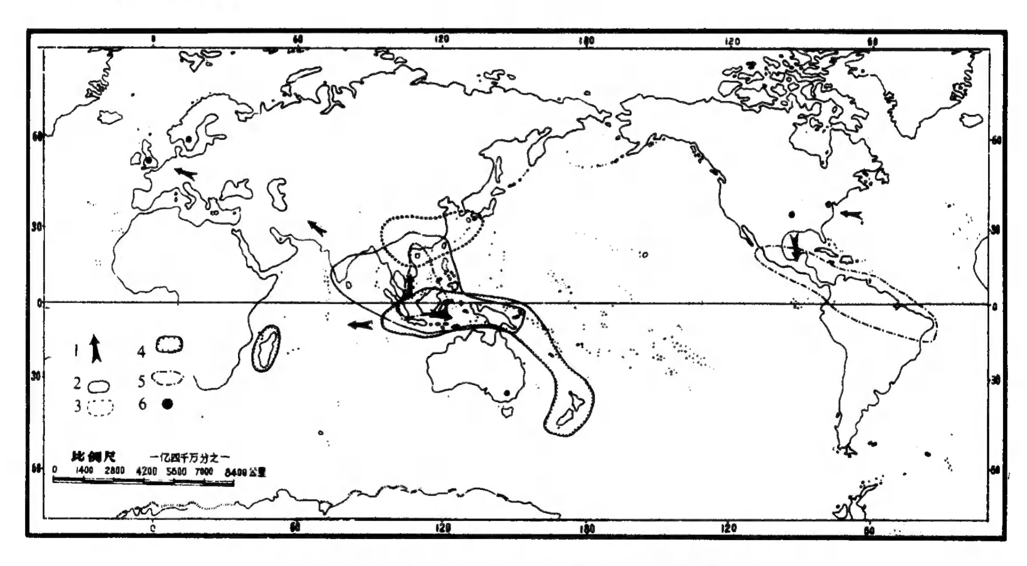


图5 金粟兰科各属化石分布、现代分布及其扩散线路

Fig. 5 Morden and fossil distributions and dispersal ways of Chloranthaceae

1. dispersal way; 2. distribution of *Sarcandra*; 3. distribution of *Chloranthus*; 4. distribution of *Ascarina*; 5. distribution of *Hedyosmum*; 6. fossil distribution

Ascarina（包括 *Ascarinopsis*）计9种，除一种（原属 *Ascarinopsis* 唯一的种）分布于马来西亚，新喀里多尼亚到新西兰（图5)，属于热带亚洲至热带大洋洲分布类型。

Hedyosmum 是金粟兰科最大的属，40种左右，除 *H. orientale* Merr. et Chun 分布从广东南部至印度尼西亚的苏拉威西岛。大部分种类分布从墨西哥到巴西和安第斯山西部，是热带亚洲和热带美洲间断分布

类型[26]。

四、金粟兰科的起源及其扩散

1. 分布中心及其起源地的确定

金粟兰科植物在东亚植物区、印度之那植物区、马来西亚植物区、马达加斯加植物区、加勒比植物区、安第斯植物区和巴西植物区有分布。其中，种类以加勒比植物区、安第斯植物区和巴西植物区（植物区的概念依照[28]）最为丰富，但仅有 1 属 40 种左右，种数占全科的一半以上。这几个植物区可谓金粟兰科的多度中心。印度支那植物区和马来西亚植物区种类虽不如上述植物区多，但类型确最为丰富，有 4 属 16 种左右。而东亚植物区有 2 属 13 种左右。显然印度支那植物区和马来西亚植物区是金粟兰科的多样化中心。然而这个多样化中心并不一定等于这个科的起源地。对于这个问题还要做进一步的分析。由于化石资料无助于解释金粟兰科起源地的问题，仅能依靠这个科现代分布格局和相关种类的现代分布做以下推测：该科中最原始的 *Sarcandra* 仅分布于印度支那植物区和马来西亚植物区。最进化的 *Hedyosmum* 是通过 *Ascarina* 演化而来（图 1）。*Ascarina* 也是仅分布于印度支那植物区和马来西亚植物区。*Hedyosmum* 也有 1 个种分布在这两个植物区。金粟兰科确切的系统位置虽然还不能完全肯定。但是，将该科归为原始木兰亚纲已经得到了一致的公认。在木兰亚纲中与金粟兰科亲缘关系接近的类群有 Trimeniaceae 和木兰目，可以将其视为“外类群”。Trimeniaceae 主要分布于印度支那植物区。木兰目的大多数种类都集中分布于上述两个植物区，因而有理由认为原始木兰类是起源于这两个植物区。一个类群的起源地不可能远离它的“外类群”的分布中心和起源地。综上所述可以推测印度支那植物区和马来西亚植物区即古北大陆东部南缘地区是金粟兰科的起源地。

2. 金粟兰科现代分布格局的解释

金粟兰科在白垩纪最早起源以后，很快分化为虫媒两性花和风媒单性花两大类群。虫媒两性花的 *Sarcandra* 是金粟兰科中最原始的属，出现时间最早，其起源地可能就是科的起源地。它出现以后向西北沿古地中海沿岸的湿性亚热带森林带分布，在早白垩纪晚期曾扩散到北美。始新世印度板块和欧亚板块碰撞以后，又扩散到了印度，一直到斯里兰卡。向北的扩散为当时干旱气候（图 4）所阻隔似乎不可能。以后北美和地中海沿岸的该属植物在漫长的地史中逐步消灭，而成为今天的分布格局。

Chloranthus 从 *Sarcandra* 演化出来，同样起源于印度支那地区。它的分布格局的形成与 *Sarcandra* 的十分相似，也曾于早白垩纪到达北美。但该属更能适应温带气候，在东亚的亚热带和温带地区有较大的发展。

Ascarina 源于金粟兰科的共同祖先，其起源地可能与科的起源地相同。北美的波多马克和欧洲的英格兰有该属的化石记录，说明它也有过沿地中海到北美的传播线路。它向南扩散到马来西亚和印度尼西亚诸岛，并在古南大陆解体前越过了华莱士线到达新西兰。其中 1 种向西经过较长距离的扩散到达马达加斯加[29]。该属对水分和热量的要求可能严于其它属。目前该属绝大多数种仅限于热带亚洲分布。

Hedyosmum 源于 *Ascarina*，起源于印度支那地区。在早白垩纪广布于古北大陆南缘的湿性亚热地区。北美的波多马克有该属化石发现（表 2）就是一个例证。古北大陆北部和古南大陆的北部是一片干旱和半干旱地区（图 4）因而限制了 *Hedyosmum* 向南、向北的扩散。南北美洲联接后 *Hedyosmum* 从北美通过中美扩散到南美，并在这里找到了合适的环境得到了较大的发展。南美中部和南部的干旱或半干旱区限制 *Hedyosmum* 在南美的进一步向南扩散。由于当时南美和非洲大陆已经分开，*Hedyosmum* 未能扩散到非洲大陆。以后古地中海的退缩，板块碰撞等原因造成 *Hedyosmum* 在这些地区的逐步消亡，仅有 1 种保存于中国东部的南缘和马来西亚地区。而中美和南美相对稳定在一个湿润的热带或亚热带环境，始得顺利发展而形成了该属的现代分布中心。

综上所述可以推论金粟兰科是早白垩纪的早期起源于古北大陆（劳亚古陆)东部南缘地带。之后迅速分化为两大类群，并向不同方向扩散到除非洲之外的各大洲，由于古地理、古气候的变迁，造成了金粟兰科在欧洲和北美的消亡而形成今天的分布格局。

致谢 本文承蒙导师吴征镒教授指导并审阅，洪德元、李恒、汤彦承教授审阅，杨建昆先生绘图。

参 考 文 献

[1] Upchurch G R Jr. Cuticular anatomy of angiosperm leaves from the Lower Cretaceous Potomac Group I, Zone I. leaves. *Amer J Bot* 1984; **71**: 192—202

[2] Friis E M Crane P R Pedersen K R Floral evidence for Cretaceous Chloranthoid angiosperms. *Nature* 1986; **320:** 163—164

〔3〕 Taylor D W, Hickey L J. An Aptian plant with attached leaves and flowers implications for Angiosperm Origin. *Science* 1990; **247:**702—704

〔4〕 Walker J G, Walker A G. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Ann Missouri Bot Gard* 1984; **71:**464—521

[5] Hutchinson J. The families of flowering plants. second edition Oxford: Oxford University Press 1959: 16—121

〔6〕 Cronquist A. AN integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press 1981: 1—93

[7] Takhtajan A. Flowering plants origin and dispersal. English edition. Edinburgh: Oliver and Boyd Ltd, 1969:1—253

〔8〕 Takhtajan A. Systema Magnoliophytorum. Leningrad: Soviet Sciences Press, Leningrad Branch, 1987: 1—261(in Russian)

[9] Thorne R F. Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord J Bot* 1983; **3:** 85—117

[10] Burger W C. The Piperales and the monocots. *Boot Rev (Lancaster)* 1977; **43:** 345—393

〔11〕 Endress P K. The Chloranthaceae: reproductive structures and phylogenetic position. *Bot Hahrb Syst* 1987; **109:** 153—226

〔12〕 Zhou Zhe-kun, Li Hao-min. Taxonmic and Evolutionary Implications of the leaf architecture of Chloranthaceae from China. *Chinese Jouranl of Botany* 1993 (in press)

[13] Todzia C A, Keating R C. Leaf architecture of the Chloranthaceae. *Ann Missouri Bot Gard* 1991; **78:** 476—496

〔14〕 Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. second edition. New York: Colubia Univ Press, 1988: 127—159

〔15〕 Carlquist S. Presece of vessels in wood of sarcandra (Chloranthaceae): Comments on Vessel origins in angiosperms. *Amer J Bot* 1987; **72**(12): 1675—1771

[16] Metacalf R C, Chald L. Anatomy of the Dicotyledons Vol. Ⅳ, Oxford: Oxford Clarendon Press, 1987: 138—146

〔17〕 Crane P R, Friis E M, Pedersen K R. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. *Pl Syst Evol* 1989; **165:** 211—226

[18] 王德群，黄世华，武祖发. 安徽金粟兰属初步研究. 植物研究 1984; **4**(4): 173—182

〔19〕 Leroy J F. The origin of angiosperms: An unrecognized ancestral dicotyledon, Hedyosmum(Chloranthaceae), with a strobiloid flower is living today. *Taxon* 1983; **32:** 169—175

[20] Swamy B C, Bailey I W. Sarcandra a vesselless genus of Chloranthaceae. *J Arnold Arbor* 1953; **34:** 375—411

[21] Swamy B G L. The morphology and relationship of the Chloranthaceae. *J Arnold Arbor* 1953; **34:** 375—411

[22] Walker J M. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. *Amer J Bot* 1974; **61:** 1112—11137

〔23〕 Kubitzki R. Flavonid-Muster der Polycarpicae als systemstisches Merkmal. 1. Ubersicht uber die Familien Beitr. *Biol Pflanzen* 1966; **42**: 445—470

〔24〕 Hickey L J, Wolfe J K. The bases of angiosperm phylogeny: vegtative morphyology. *Ann Missouri Bot Gard* 1975; **62:** 538—589

[25] 孙革, 郭双兴. 已知最早被子植物化石在黑龙江鸡西盆地的发现. 中国科学 1992; (在印刷中)

〔26〕 Parrish F T. Global palaeogeography and palaeoclimate of the Late Cretaceous and Early Tertiary. in Friis E M, W C Chaloner, Craneed P R Craneed. ed The origins of angiosperms and their biological consequences. Cambridge: Cambridge University Press. 1987: 51—74

[27] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究 1991; 增刊IV: 1—139

[28] 塔赫他间(黄观程译). 世界植物区系区划. 北京: 科学出版社, 1988: 1—239

〔29〕 Raven P H, Axelord D I. Angiosperm biography and past contintental movements. *Ann Missouri Bot Gard* 1974; **61:** 539—673

* * * * * * * * * *

云 南 植 物 研 究 1993; **15** (4): 331
Acta Botanica Yunnanica

安徽散血丹属(茄科)一新变种

郭新弧 周守标

(安徽师范大学生物系, 芜湖 241000)

A NEW VARIETY OF PHYSALIASTRUM (SOLANACEAE) FROM ANHUI

GUO Xin-Hu, ZHOU Shou-Biao

(*Department of Biology, Anhui Normal University*, Wuhu 421000)

关键词 散血丹属; 隐果散血丹

Key words *Physalistrum; Ph. japonicum* var. *occultibaccum*

隐果散血丹 新变种

Physaliastrum japonicum (Franch. et Savat.) Honda var. **occultibaccum** X. H. Guo et S. B. Zhou, var. nov.

A typo differt calyce inaeqaliter 5-fido, fructifro baccam atcte omninoque vestienti et ea paulo longiore; filamentis parce pilosulis.

Anhui(安徽): Qingyang county(青阳县), Jiuhuashan(九华山), alt. 700—900 m, in wadidis sylvis, 5, Augusto, 1991, Zhou Shou-biao et Guo Xin-hu 91074(Holotypus! ANU; isotypus KUN).

本变种花萼具不等 5 中裂, 果萼完全包闭浆果, 并较其略长; 花丝疏被柔毛等特征与原变种不同。

(1992-03-08 收稿)